

Ergebnis überreicht vom Verf.

ÜBER DIE ^(3.)
GRUNDLAGEN UND METHODEN
DER GROSSHIRNPHYSIOLOGIE
UND IHRE BEZIEHUNGEN ZUR PSYCHOLOGIE

VON

PROF. DR. E. TH. v. BRÜCKE
LEIPZIG

NACH EINER AM 18. DEZEMBER 1913 AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG
GEHALTENEN ANTRITTSVORLESUNG



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Diese Abhandlung bildet zugleich das vierundzwanzigste Heft (11. (Schluß-) Heft des 2. Bandes) der „Sammlung anatomischer und physiologischer Vorträge und Aufsätze“ herausgegeben von Prof. Dr. E. Gaupp und Prof. Dr. W. Trendelenburg. (Vergl. auch die Rückseite des Umschlags.)

Sammlung anatomischer und physiologischer Vorträge und Aufsätze.

Herausgegeben von Prof. Dr. E. Gaupp in Königsberg i. P. und Prof. Dr. W. Trendelenburg in Innsbruck.

- Heft 1: **Ueber die Rechtshändigkeit des Menschen.** Von Prof. Dr. E. Gaupp, Freiburg i. Br. 1909. Preis: 1 Mark.
- Heft 2: **Elektro-Kardiogramme.** Von A. Samojloff, Prof. der Physiologie in Kasan. Mit 22 Textfiguren. 1909. Preis: 1 Mark.
- Heft 3: **Die Wege der fetalen Ernährung innerhalb der Säugtierreihe (einschliesslich des Menschen).** Von Prof. Dr. O. Grosser, Wien. Mit 10 Textfiguren. 1909. Preis: 60 Pf.
- Heft 4: **Die normalen Asymmetrien des menschlichen Körpers.** Von Prof. Dr. E. Gaupp, Freiburg i. Br. Mit 8 Textfig. 1909. Preis: 1,50 Mark.
- Heft 5: **Der physiologische Stoffaustausch zwischen Blut und Geweben.** Von Prof. Dr. Leon Asher, Bern. 1909. Preis: 1 Mark 20 Pf.
- Heft 6: **Die ortsfremden Epithelgewebe des Menschen.** Von Prof. Dr. H. Schridde, Freiburg i. Br. Mit 21 Textfigren. 1909. Preis: 1,60 Mark.
- Heft 7: **Phono-Kardiogramme.** Von Prof. Dr. Otto Weiß, Königsberg. Mit 41 Figuren im Text. 1909. Preis: 1 Mark 50 Pf.
- Heft 8: **Die Plasmazellen.** Von Prof. Dr. Josef Schaffer, Wien. 1910. Preis: 1 Mark 20 Pf.
- Heft 9: **Missbildung und Variationslehre.** Von Prof. Dr. Ernst Schwalbe in Rostock. Mit 7 Textfiguren. 1910. Preis: 80 Pf.
- Heft 10: **Regeneration und Transplantation in der Medizin.** Von Prof. Dr. Dietrich Barfurth in Rostock. 1909. Preis: 1 Mark 60 Pf.
- Heft 11: **Das Altern und der physiologische Tod.** Ergänzungen zur physikalischen Wachstumslehre. Von M. Mühlmann (M. Millmann), Prosektor in Balachany (bei Baku). 1910. Preis: 1 Mark 20 Pf.
- Heft 12: **Die Elemente des Herzmuskels.** Von Prof. Dr. A. Dietrich, Charlottenburg. Mit 3 Textfiguren. 1910. Preis: 1 Mark 20 Pf.
- Heft 13: **Die äusseren Formen des menschlichen Körpers in ihrem allgemeinen Zustande kommen.** Von Prof. Dr. E. Gaupp, Freiburg i. Br. Mit 22 Textfiguren. 1911. Preis: 1 Mark 50 Pf.
- Heft 14: **Die Cellularpathologie und der gegenwärtige Stand der Histologie.** Rede, gehalten auf der Jahresversammlung der Pathologischen Gesellschaft zu St. Petersburg am 22. Okt./4. Nov. 1910 von Privatdozent Dr. G. G. Schlater. 1911. Preis: 80 Pf.
- Heft 15: **Blutkörperchen und Wanderzellen.** Von Prof. Dr. Franz Weidenreich in Straßburg. 1911. Preis: 1 Mark 60 Pf.
- Heft 16: **Bedeutung der Entwicklungsmechanik für die Physiologie.** Von Ernst Laqueur, Privatdozent der Physiologie in Halle a. S. 1911. Preis: 1 Mark 20 Pf., für Abonnenten 1 Mark.
- Heft 17: **Physiognomie und Schädel.** Von Dr. med. H. v. Eggeling, a. o. Prof. u. Prosektor a. d. anatom. Anstalt d. Univ. Jena. Mit 17 Abbildungen. 1911. Preis: 1 Mark 50 Pf., für Abonnenten 1 Mark 20 Pf.
- Heft 18: **Die Entstehung der Doppelbildungen des Menschen und der höheren Wirbeltiere.** Von S. Kaestner, Leipzig. Mit 15 Abbildungen. 1912. Preis: 1 Mark 80 Pf., für Abonnenten 1 Mark 50 Pf.
- Heft 19: **Geschlechtszellen und Körperzellen im Tierreich.** Ein Vortrag von Dr. med. et phil. von Berenberg-Gossler. Privatdozent für Anatomie in Freiburg i. Br. 1912. Preis: 60 Pf., für Abonnenten 50 Pf.
- Heft 20: **Die Ursachen der tierischen Entwicklung.** Von Prof. Dr. Hermann Triepel, Abteilungsvorsteher am anatomischen Institut in Breslau. 1913. Preis: 1 Mark 50 Pf., für Abonnenten 1 Mark 20 Pf.
- Heft 21: **Einiges vom Bau und von den Leistungen des sympathischen Nervensystems** besonders in Beziehung auf seine emotionelle Erregung. Von Prof. Dr. R. Metzner. Preis: 1 M., für Abonn. 80 Pf.
- Heft 22: **Die vergleichende Methode in der Experimentalphysiologie.** Von Wilhelm Trendelenburg in Innsbruck. Nach einem vor der medizinischen Fakultät und den Zuhörern der physiologischen Vorlesung am 23. Okt. 1911 gehaltenen Antrittsvortrag. 1913. Preis: 1 Mark, für Abonn. 80 Pf.
- Heft 23: **Die Individualität der Zelle.** Von Siegmund v. Schumacher. Antrittsvorlesung, gehalten bei der Uebnahme des histologisch-embryologischen Institutes der k. k. Universität in Innsbruck am 7. Januar 1914. 1914. Preis: 60 Pf., für Abonnenten 50 Pf.

3.

SAMMLUNG
ANATOMISCHER UND PHYSIOLOGISCHER
VORTRÄGE UND AUFSÄTZE

HERAUSGEGEBEN VON
PROF. DR. E. GAUPP UND PROF. DR. W. TRENDLENBURG

HEFT 24
(ZWEITER BAND, HEFT 11)

ÜBER DIE
GRUNDLAGEN UND METHODEN
DER GROSSHIRNPHYSIOLOGIE
UND IHRE BEZIEHUNGEN ZUR PSYCHOLOGIE

VON

PROF. DR. E. TH. v. BRÜCKE
LEIPZIG

(NACH EINER AM 18. DEZEMBER 1913 AN DER UNIVERSITÄT LEIPZIG
GEHALTENEN ANTRITTSVORLESUNG)



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

~~~~~  
Alle Rechte vorbehalten.  
~~~~~




Meine Herren!

Wie in jeder Wissenschaft, so dringt die Erkenntnis auch in der Physiologie nicht auf allen Wegen in gleichem Tempo vor. Während der letzten Jahrzehnte hat speziell die physiologische Chemie rasch bedeutende Fortschritte gemacht, und eine große Reihe von Forschern hat sich diesem Zweige unserer Wissenschaft zugewandt. Im Gegensatz hierzu sind andere Kapitel der Physiologie lange Jahre hindurch fast völlig unbearbeitet geblieben.

Seit den bahnbrechenden Versuchen von HITZIG u. FRITSCH ist die Lokalisation und die Gliederung der motorischen Rindenfelder an verschiedenen Säugetieren relativ eingehend studiert worden; spärlicher sind schon die schwierigeren Versuche zur Lokalisation der sensorischen Rindenbezirke, und wenn wir uns schließlich in der Literatur über die Physiologie jener Großhirnpartien orientieren wollen, an deren Regung die höheren psychischen Funktionen geknüpft erscheinen, so finden wir, abgesehen von der vielumstrittenen Analyse und Lokalisation der Sprach-, Schreib- und Lesefunktionen, keinerlei feststehende Tatsachen, obwohl doch gerade dieses Kapitel der Physiologie unser regstes Interesse verdiente.

Eine Reihe von Ursachen ist verantwortlich zu machen für diese Vernachlässigung eines so wichtigen Gebietes der Physiologie: Die Deutung willkürlich gesetzter oder — beim Menschen — zufällig zu beobachtender Läsionseffekte stößt bekanntlich auf große Schwierigkeiten; die oft auffallende Geringfügigkeit derartiger Läsions- oder Exstirpationsfolgen, bzw. die Inkongruenz zwischen abnormen psychischen Erscheinungen bei einem Menschen und dem zugehörigen anatomischen Hirnbefund ließen an ganz besonders weitgehende funktionelle Substitutionsmöglichkeiten eines Hirnteils durch andere denken, so daß das Vordringen auf diesem Forschungsgebiete in gewissem Sinne an den Kampf mit der lernäischen Schlange erinnert.

Diese Momente sind sicher mit schuld daran, daß ein so wichtiger Teil der Großhirnphysiologie bis heute fast unbearbeitet geblieben

ist. Die Hauptursache hierfür liegt aber wohl nicht in solchen, durch systematische Arbeit überwindbaren Schwierigkeiten, sondern in der erkenntnistheoretischen Unsicherheit, mit der der Naturwissenschaftler im allgemeinen dieses Forschungsgebiet betrachtet oder betritt.

Alle naturwissenschaftliche Erkenntnis muß auf der Überzeugung basieren, daß jedes Geschehen unbedingt abhängig ist von der Summe jener physikalisch und chemisch faßbaren Vorgänge und Zustände, die wir als seine Ursachen und seine Bedingungen zu bezeichnen pflegen. Diese Tatsache, daß jeder Naturvorgang in allen seinen Teilen vollkommen bestimmt ist, hat PETZOLDT ¹⁾ als das „Gesetz der Eindeutigkeit der Naturvorgänge“ bezeichnet: Wenn wir alle Variablen kennen, von denen z. B. das Resultat eines Versuches abhängt, dann können wir über den Ausfall dieses Versuches nicht mehr im Zweifel sein. Das Suchen nach Gesetzen der Natur würde jeden Sinn verlieren, wenn jemals Zweifel an der Gültigkeit jenes Gesetzes auftauchen. Wenn auch wohl fast alle Forscher, mehr oder weniger bewußt, diesen Satz zur Grundlage ihres Denkens machen, so fehlt leider auch heute die folgerichtige Fortführung dieses Gedankens sehr häufig noch in jenem Zweige der Naturwissenschaft, der mit einer besonders großen Zahl, vielfach noch völlig unbekannter Variabler zu arbeiten hat, in der Biologie, und ganz speziell wieder in der Biologie jenes Organes, das schon histologisch die unübersehbare Mannigfaltigkeit seiner Reaktionsmöglichkeiten zu erkennen gibt, in der Biologie des zentralen Nervensystems.

Betrachten wir den Fall eines Spielwürfels oder sonst irgendwelche Vorgänge, die je nach den zufällig einwirkenden äußeren Momenten zu verschiedenen, aber der Anzahl nach engbegrenzten Endresultaten führen können, so lehren uns diese Beobachtungen bestimmte Gesetzmäßigkeiten des Zufalls, Gesetze der Wahrscheinlichkeit kennen; die tausendfachen ganz verschiedenartigen Möglichkeiten der Ausbreitung eines Erregungsvorganges in einem hoch entwickelten Zentralnervensystem lassen derartige Gesetzmäßigkeiten kaum andeutungsweise erkennen. Beobachten wir z. B. irgendein Tier, das nicht in normaler Lokomotion begriffen ist, etwa einen Affen in seinem Käfig, so können wir auch nicht für die nächsten Sekunden die Bewegungen dieses Tieres voraussagen, sein Verhalten macht uns den Eindruck des Regellosen, des völlig Unberechenbaren, den Eindruck des Willkürlichen. Dieser Eindruck ist so stark, so eindringlich, daß es schwer fällt sich ihm zu entziehen, und wie sich ihm der Laie niemals entzogen hat, so hat sich ihm leider — nicht zum Vor-

¹⁾ JOSEPH PETZOLDT, Einführung in die Philosophie der reinen Erfahrung. Leipzig 1900, vgl. auch JOSEPH PETZOLDT, Das Gesetz der Eindeutigkeit. Vierteljahrsschrift für wiss. Philos., Bd. XIX, 1895, S. 146.

teile seiner Wissenschaft — auch der Physiologe bisher nur selten ganz zu entziehen vermocht. Dies zeigt uns z. B. die auch heute noch allgemein verbreitete Einteilung der motorischen Reaktionen eines Tieres oder des Menschen in reflektorische, instinktive, und in willkürliche und bewußte Bewegungen. Es ist das große Verdienst von GOLTZ,¹⁾ als erster unter den Physiologen betont zu haben, daß jeder Versuch zwischen Reflexaktionen einerseits und Handlungen, die vom Bewußtsein, vom Intellekt oder vom Willen „diktiert“ werden, andererseits, objektiv zu unterscheiden, als völlig aussichtslos anzusehen ist. Es fehlt uns jede methodische Möglichkeit eine solche Trennung vorzunehmen. Objektiv kommt ja die sog. Intelligenz nur zum Ausdrucke „in den durch Sinneseindrücke regulierten, erhaltungsgemäßen Orientierungen des Tierleibes und seiner Glieder“. ²⁾ Da nun alle Reaktionen des lebenden Organismus — wenigstens in ein oder der anderen Hinsicht — den Charakter des Erhaltungsgemäßen (vulgo „Zweckmäßigen“) zeigen, so ist eine Abgrenzung der Intellektäußerungen von anderen Reaktionen des Tieres ein vergebliches Beginnen. Ebenso wenig besitzen wir irgendein Kriterium, wodurch wir objektiv eine sog. Willenshandlung von einer unwillkürlichen Reaktion unterscheiden könnten. Es ist hier nicht der Ort näher darauf einzugehen, daß eine solche Unterscheidung außerhalb der durch unsere Sinne gegebenen Erfahrungsmöglichkeit läge, daß es sich also hier überhaupt nicht um ein Problem wissenschaftlicher Erkenntnis, sondern um ein Scheinproblem, um ein Problem des Glaubens handelt. Wer nach solchen Kriterien seelischer Wirkungen sucht, der schreibt bewußt oder unbewußt einem metaphysischen Agens, der Seele, dem Willen oder dgl. einen Einfluß auf die Funktionen des Organismus zu. Die Metapher der „Sitz des Willens“ wurde in Analogie zu dem Throne eines Herrschers gebildet, wie ja auch von Muskeln gesprochen wird, die unter der „Herrschaft“ des Willens stehen. Wenn wir aber das Gesetz der Eindeutigkeit der Naturvorgänge anerkennen, d. h. wenn wir von der Überzeugung ausgehen, daß die Reihenfolge aller möglicher materieller Wandlungen, also auch das Leben eines Organismus durch physikalische und chemische Gesetze, die uns allerdings erst zum Teile bekannt sind, vollkommen bestimmt ist, dann müssen wir dies Gesetz auch für die Vorgänge in unserem höchst entwickelten Organe, für die Vorgänge im Großhirn gelten lassen. Die psychischen Vorgänge spielen dann zunächst für das prinzipielle Verständnis der Großhirnvorgänge eine untergeordnete Rolle, wir betrachten sie als Parallelvorgänge, bzw. als Funktionen jener Regungen innerhalb der Großhirnrinde. Wir stellen uns damit auf den Boden des absoluten

¹⁾ F. GOLTZ, Über die Verrichtungen des Großhirns. Ges. Abh., Bonn 1881.

²⁾ C. HAUPTMANN, Die Metaphysik in der modernen Physiologie. Jena 1894

psychophysischen Parallelismus, dessen Grundgedanke der ist, daß kein wie immer geartetes psychisches Phänomen denkbar ist ohne ein physiologisches Korrelat, das in einer Regung der Hirnrinde zu suchen ist.

Wenn nun auch diese — keineswegs neuen — Gedankengänge vielen Physiologen geläufig sind und von den meisten anerkannt wurden, so ist doch erst in jüngster Zeit der Versuch gemacht worden, auf ihrer Basis eine systematische Analyse der vom Großhirn abhängigen Reaktionen eines Tieres zu versuchen. Dies große Verdienst gebührt dem Petersburger Physiologen J. P. PAWLOW, der für seine Versuche eine neue, jeder anthropomorphistischen Deutungsgefahr entrückte Methode ausgearbeitet hat.

Bekanntlich beruht die normale Absonderung des Speichels auf einer reflektorischen Erregung der Speicheldrüsen. Der Nahrungsbissen, der mit der Mundhöhlenschleimhaut in Berührung kommt, bewirkt hier eine Erregung sensibler Nerven, die auf dem Wege über den Hirnstamm auf die sekretorischen Nerven der Speicheldrüsen und weiterhin auf diese Drüsen selbst übergeleitet wird.

Dieser Reflex ist angeboren und bei jedem Hunde unter normalen Verhältnissen auslösbar; wir bezeichnen ihn deshalb als einen „unbedingten“ Reflex. Aus der Erfahrung des täglichen Lebens und aus physiologischen Versuchen wissen wir andererseits, daß zur Auslösung der Speichelabsonderung dieser unbedingte Reflex nicht immer nötig ist. Alle jene Sinneseindrücke, die immer wieder gleichzeitig mit der Nahrungsaufnahme eintreten, sind bald auch für sich allein imstande die Speichelabsonderung anzuregen. Man denke an den volkstümlichen Ausdruck, daß einem schon beim Anblick einer willkommenen Speise „das Wasser im Munde zusammenläuft“. Auch dieser Vorgang trägt alle Merkmale eines Reflexes, einer nervösen Verknüpfung eines sensiblen Rezeptionsapparates (z. B. des Auges) mit einem Erfolgsorgane, der Drüse; im Gegensatze zu jenem erst erwähnten unbedingten Reflexe ist die Verbindung von Sinnesorgan und Drüse in dem zweiten Falle aber nicht dauernd und angeboren, sondern sie ist temporär und erworben, und zwar unter ganz bestimmten Bedingungen erworben, weshalb PAWLOW diese Reflexe als „bedingte“ Reflexe bezeichnet hat. Schon lange ehe PAWLOW derartige individuell erworbene Reaktionen eines Tieres in die Kategorie der Reflexe einreichte, waren den Physiologen Reflexe bekannt, deren Ausfall von verschiedenen äußeren Bedingungen abhängig war. Es sei z. B. an den je nach der Körperstellung oder -lage verschiedenen Ausfall der Abwehrbewegungen eines Tieres gegen mechanische oder chemische Hautreize oder an die Lokomotionsreflexe erinnert. Diese Reflexe dürfen wir aber keineswegs zu den bedingten Reflexen im PAWLOWschen Sinne rechnen, denn auch ihre Abhängigkeit von Er-

regungszuständen verschiedener sensibler Nerven ist bei allen Individuen einer Art angeboren und dauernd, während ja die echten bedingten Reflexe individuell erworben sind und meist nur eine kurze Zeit lang erhalten bleiben.

Erinnern wir uns nur, daß noch bis vor kurzem in der Physiologie die PFLÜGER'sche metaphysische Lehre von der Rückenmarkseele diskutiert wurde, die dieser Forscher zur Erklärung des erwähnten verschiedenen Ausfalls der Reflexe am dekapitierten Frosche aufgestellt hatte, so erkennen wir, welch wesentlichen Fortschritt die PAWLOW'sche streng physiologische Auffassung der kortikalen Funktionen für die Physiologie des zentralen Nervensystems bedeutet.

Um speziell die bedingten Reflexe auf die Speicheldrüse studieren zu können, ist zunächst die Anlegung einer Speichelfistel nötig. Es wird der Ausführungsgang einer Unterkiefer- oder Ohrspeicheldrüse freipräpariert und seine Mündung in die äußere Wangenhaut verpflanzt. Der Speichelverlust, den das Tier durch die Ableitung dieser geringen Sekretmengen nach außen erleidet, ist ganz geringfügig, und ein derart vorbereiteter Fistelhund verhält sich nach der Heilung der Operationswunden in jeder Beziehung wie ein vollkommen gesundes Tier. Die Mündung des Speichelganges wird mit einem kleinen passend geformten Trichter umklebt, durch den der Speichel in ein an dem Trichter hängendes Gläschen abtropft.

Nunmehr wird der bedingte Reflex, der an dem Tiere studiert werden soll, ausgebildet. Nehmen wir z. B. an, es handle sich um die Bildung eines solchen Reflexes auf optische Reize hin,¹⁾ so wird der Hund in einem passenden Gestell vor eine Wand gesetzt, auf der der Experimentator mit Hilfe eines Projektionsapparates verschiedene Figuren erscheinen lassen kann. 5—10 Sekunden nach dem Auftauchen jener Figur, die speziell den bedingten Reflex auslösen soll, erhält der Hund Futter, oder es wird ihm eine stark verdünnte Säure ins Maul gegossen. Hat der Experimentator diese Vorversuche etwa 20—30 mal regelmäßig wiederholt, so beginnt die charakteristische Erregung des Sehorgans auch allein die Speichelsekretion auszulösen, der bedingte Reflex auf diesen Reiz hin hat sich entwickelt.

Die systematischen Versuche der PAWLOW'schen Schule haben nun ergeben, daß derartige Reflexe von jedem beliebigen Sinnesorgane ausgelöst werden können. Die verschiedenartigsten Hautreize, Riechstoffe, Töne von verschiedener Höhe und Reihenfolge, Bilder von verschiedener Form und Lichtstärke, einfache oder rhythmische Beleuchtungsschwankungen, kurz fast jeder erdenkbare Reiz erwies sich hierzu geeignet; mit anderen Worten, jeder sensorische Nerv ließ sich

¹⁾ Vgl. L. A. ORBELI, Réflexes conditionels du côté de l'oeil chez le chien. Arch. des sc. biol. T. XIV, 1909.

mit der Speicheldrüse funktionell verknüpfen. Wenn die Fütterung eines Hundes eine Zeitlang mit der elektrischen Reizung einer Hautstelle, ja mit Quetschen, Schneiden oder Brennen einer Hautstelle verknüpft wird, so läßt es sich ohne besondere Mühe erreichen, daß auch solche stärkste Hautreize nur eine „Nahrungsreaktion“ des Tieres und nicht die geringste Abwehrreaktion bewirken. Eine Ausnahme hiervon machen Hautstellen, die dicht über einem Knochen liegen. Durch zerstörende Reize, die auf solche Stellen, also mittelbar auf das Periost einwirken, läßt sich niemals ein bedingter Reflex auslösen, ebensowenig wie es gelingt, die oben erwähnten Hautreize zu bedingten Erregern der Speichelsekretion auf Säure zu machen. PAWLOW sieht in diesem interessanten Verhalten den Ausdruck eines Wettstreites mehrerer Zentren, die in der Großhirnrinde die Umschaltung der ankommenden Erregung auf zentrifugale Bahnen besorgen. Das Zentrum des Abwehrreflexes bei Periostreizung wäre z. B. erregbarer als das Sekretionszentrum.

Wenden wir uns nun den allgemeinen Eigenschaften der bedingten Reflexe zu, so ist zunächst ihrer Inkonstanz zu gedenken. Lassen wir z. B. irgendeinen Reiz, der bedingt wirksam gemacht worden war, mehrmals wiederkehren, ohne daß der Hund danach gefüttert wird, so verliert dieser Reiz binnen kurzem seine Wirksamkeit, um sie erst dann von neuem zu gewinnen, wenn er wieder einmal mit einem unbedingt wirksamen Reize verknüpft wird. Dieses „Erlöschen“ eines bedingten Reflexes läßt sich in Analogie zu den Vorgängen an niedrigeren nervösen Zentren als eine Hemmung auffassen, und zwar zählt es PAWLOW zu den sog. inneren Hemmungen. Eine andere Form der inneren Hemmung ist die „Verspätung“ eines bedingten Reflexes: wenn nämlich die Fütterung bei einem Hunde nicht gleichzeitig mit dem Einsetzen des bedingten Reizes erfolgt, sondern stets erst einige Minuten nach Beginn der Reizung, dann tritt später, auch ohne daß wir dem Tier Futter reichen, auf den bedingten Reiz hin der Speichelfluß erst nach einigen Minuten ein; während der ersten Minuten nach Beginn der Reizung bleibt der Reflex gehemmt. Zu den inneren Hemmungen zählt ferner die sog. bedingte Hemmung, die eintritt, wenn wir einen Hund systematisch dann nicht füttern, wenn der bedingte Reiz in Kombination mit einem zweiten indifferenten Reiz auftritt. Dieser zweite indifferente Reiz löst dann gewissermaßen die bedingte Hemmung aus. Hierzu kommen schließlich noch die sog. Differenzierungshemmungen, die zur Folge haben, daß die dem bedingten Reize ähnlichen und anfangs ebenso wirksamen Reize allmählich unwirksam werden. Interessanterweise besteht in all diesen Fällen die Möglichkeit, die Hemmung sofort zu beseitigen, so daß also der Speichel zu fließen beginnt: eine solche „Enthemmung“ erfolgt z. B., sobald irgendein

mittelstarker Reiz auf den Hund einwirkt, der eine Orientierungsreaktion, also etwa eine Kopfwendung oder dgl. anslöst.

Von den erwähnten Formen der inneren Hemmung unterscheidet PAWLOW eine sog. äußere Hemmung, die eine weitgehende Analogie zu den aus der Rückenmarksphysiologie bekannten Reflexhemmungen erkennen läßt. Wenn nämlich neben dem bedingten, die Speichelsekretion auslösenden Reize plötzlich irgendein zweiter starker Reiz auftaucht, so schwächt dieser neue Reiz den bedingten Reflex oder er hemmt ihn völlig, ähnlich wie etwa der Quakreflex beim großhirnlosen Frosche durch stärkere Hautreize gehemmt wird. Diese hemmende Wirkung zufällig auftretender Reize bildete eine wesentliche technische Schwierigkeit beim Studium der bedingten Reflexe; sie wurde dadurch beseitigt, daß für diese Versuche ein eigenes Laboratorium mit schalldichten und zum Teil auch lichtdichten Räumen erbaut wurde.

Auch das Problem der Hypnose und des Schlafes tauchte bei diesen Versuchen auf. Wir hatten das Phänomen der Reflexverspätung kennen gelernt, die dann eintritt, wenn der Versuchshund stets erst einige Zeit nach der Einwirkung des bedingten Reizes gefüttert wird. Wird nun dieses zeitliche Intervall zwischen Reiz und Fütterung immer mehr verlängert, so verliert der Reiz schließlich seine Wirksamkeit, und das Tier verfällt in einen kataleptiformen Zustand; gleichgültig gegen äußere Reize erstarrt es gewissermaßen in einer bestimmten Stellung und verfällt dann in einen schwer zu bekämpfenden Schlaf. In diesem Zusammenhang sei auch der interessante Befund erwähnt, daß speziell thermische Reize, die wiederholt oder längere Zeit ununterbrochen auf ein und dieselbe Hautstelle einwirken, eine Somnolenz des vorher lebhaften und beweglichen Versuchstieres hervorrufen, die schließlich in tiefen Schlaf übergeht.

Weiterhin erwies sich die Methode der bedingten Reflexe als ein ausgezeichnetes Hilfsmittel zur Erforschung der Leistungen der tierischen Sinne, oder, wie wir uns etwa in der psychiatrischen Terminologie ausdrücken müßten, zur Erforschung ihrer gnostischen Zentren. Im allgemeinen ist es außerordentlich schwierig, durch bloße Beobachtung festzustellen, welche Bestandteile seiner Umgebung ein Tier nicht nur als räumlich gesondert, sondern auch als verschiedenartig unterscheidet, wie weit es also seine Umgebung gewissermaßen zu analysieren vermag. Es sei nur daran erinnert, daß es z. B. keineswegs leicht ist, junge blinde Kätzchen von normal-sichtigen zu unterscheiden, und daß erst ein ganz genaues Studium der Tiere eine sichere Diagnose auf Blindheit ermöglicht. Die sinnliche Analyse der Umgebung ist zweifellos eine Grundfunktion des Nervensystems, und zwar speziell die Funktion der Sinnesorgane in Ver-

bindung mit ihren Zentren in der Großhirnrinde. PAWLOW hat deshalb vorgeschlagen, die peripheren Sinnesorgane, ihre Nerven und die mit ihnen funktionell verknüpften Rindenteile als eigene Apparate des Nervensystems abzugrenzen und sie als Analysatoren zu bezeichnen.

Mit Hilfe der bedingten Reflexe läßt sich sehr genau untersuchen, wie weit irgendein Sinnesorgan eines Tieres die Außenwelt in Einzelheiten aufzulösen vermag, oder mit anderen Worten, wie groß die Differenzen zweier Reize sein müssen, damit diese für das Tier verschiedenen Wert erhalten. Nehmen wir z. B. den Fall, wir hätten bei einem Hunde einen bedingten Reflex auf die Speicheldrüse in der Weise ausgebildet, daß wir die Fütterung wiederholt mit dem Erklängen eines bestimmten Tones kombinierten, so können wir aus dem Verhalten der Drüse beim Erklängen anderer Töne auf die Feinheit des akustischen Unterscheidungsvermögens des Hundes schließen. Solche Versuche ergaben z. B. das interessante Resultat, daß der Hund zwei nur um Bruchteile eines ganzen Tones differierende Töne nicht nur dann zu unterscheiden vermag, wenn sie unmittelbar nacheinander erklingen, sondern daß auch jeder dieser beiden Töne für sich allein eine verschiedene Reaktion des Tieres auslösen kann. Der Hund besitzt also das, was wir beim Menschen als absolutes Gehör bezeichnen. Ferner ließ sich nachweisen, daß das Gehörorgan des Hundes durch viel höhere Töne gereizt werden kann, als das des Menschen. Während die obere Hörgrenze beim Menschen bei 20 000 Schwingungen in der Sekunde liegt, lassen sich beim Hund noch bedingte Reflexe auf Töne von 70—90 000 Schwingungen bilden.

In ähnlicher Weise wurde und wird noch die Feinheit des Lichtsinnes und des optischen und taktilen Raumsinnes beim Hunde untersucht. Es wurde hierbei festgestellt, daß die Isolierung eines einzelnen Reizes aus einer Gruppe ähnlicher Reize im Laufe der Ausbildung des bedingten Reflexes allmählich, gewissermaßen stufenweise vor sich geht; diese Differenzierung mehrerer Reize faßt PAWLOW — wie oben erwähnt wurde — als das Ergebnis von Hemmungsvorgängen auf. Er nimmt an, daß das allmähliche Unwirksamwerden aller übrigen ähnlichen Reize mit Ausnahme des speziell gewählten Versuchsreizes gewissermaßen auf einer Dämpfung einzelner Teile des Analysators beruht, eine Annahme, die durch verschiedene Beobachtungen wohl gestützt erscheint.

Besondere Bedeutung gewinnen schließlich all diese Versuche noch durch das Studium des Einflusses, den Läsionen der Großhirnrinde, Exzitantien oder Narkotika auf den Ablauf vorher ausgebildeter Reflexe und auf die Ausarbeitung neuer Reflexe ausüben.

Schon aus dieser ganz flüchtigen Skizze, die ich Ihnen hier von der intensiven, mühseligen Arbeit PAWLOW's und seiner Schüler geben

kounte, dürfte es ersichtlich sein, daß wir auf diesem Wege nicht nur zu einer gründlichen Kenntnis der Leistungsfähigkeit des Hundegroßhirns gelangen werden, sondern daß diese, dem Physiologen neue, vorurteilsfreie Betrachtung der vom Großhirne abhängigen Reaktionen zugleich eine wesentliche Förderung unserer allgemeinen Vorstellungen von den Leistungen des menschlichen Großhirns bedeutet. Wenn wir uns bemühen, die Handlungen unserer Mitmenschen möglichst objektiv, gewissermaßen nur als motorische Reaktionen auf bestimmte Reize anzusehen, so ist es in der Tat erstaunlich, in welch weitem Bereiche die von PAWLOW verwendeten Begriffe des bedingten Reflexes, der Hemmung, Enthemmung u. dgl. auch auf menschliches Tun und Lassen anwendbar sind.¹⁾ Die Schwierigkeit einer solchen Betrachtungsweise liegt vor allem in der unübersehbaren Mannigfaltigkeit der menschlichen Reaktionsmöglichkeiten und in der unendlichen Komplikation unseres Milieus, die uns — neben alten, überlieferten religiösen und philosophischen Vorstellungen — hindern, die Äußerungen unserer Mitmenschen mit der gleichen Sachlichkeit zu betrachten, wie etwa die prinzipiell gleichartigen, aber einfachen Äußerungen eines Tieres.

Abgesehen von dieser allgemeinen Bedeutung der PAWLOW'schen Untersuchungen scheint mir eine solche systematische und möglichst umfassende Erforschung der Funktionen des Großhirns an einem relativ hoch entwickelten Säugetier gerade heute von großer Wichtigkeit. Wiederholt haben wir ja in den letzten Jahren sehen müssen, daß Männer der Naturwissenschaft märchenhafte psychische Fähigkeiten bei Pferden für möglich hielten. Vielleicht werden uns einwandfreie Untersuchungen der bedingten Reflexe beim Pferde einen in einer bestimmten Richtung auffallend hoch entwickelten Analysator kennen lehren, der für die Leistungen der „gelehrigen“ Pferde mitbestimmend war, soweit hier nicht viel gröbere Irrtümer vorliegen.

Wir waren bei unseren Betrachtungen von den methodischen Schwierigkeiten ausgegangen, denen speziell die Erforschung der Großhirnfunktionen begegnet und haben gesehen, daß ein gangbarer

¹⁾ Ausgehend von den Untersuchungen der PAWLOW'schen Schule an Hunden hat N. KRASNOGORSKI (Über die Grundmechanismen der Arbeit der Großhirnrinde bei Kindern. Jahrb. für Kinderheilkunde, Bd. 78 (III. Folge Bd. 28), 1913) das Verhalten der bedingten Reflexe bei gesunden und kranken Kindern verschiedenen Alters geprüft, indem er als motorische Reaktion bei Säuglingen Saugbewegungen, bei älteren Kindern das Öffnen des Mundes verwendete. Seine Beobachtungen geben ein sehr interessantes Bild von der allmählich fortschreitenden Entwicklung und Komplizierung der Großhirnfunktionen beim Kinde, die schon sehr früh die Überlegenheit des kindlichen Großhirns gegenüber dem des Hundes erkennen lassen.

Weg gefunden wurde, der in das fast unerforschte Gebiet führt. Dieser Weg liegt weit ab von jenem Grenzgebiete, aus dem man früher in die Hirnphysiologie eindringen zu können hoffte, nämlich von der Psychologie, und es lohnt sich heute wohl zu untersuchen, ob aus dem Bereiche dieser Grenzwissenschaft überhaupt ein Weg zu dem Verständnis physiologischer Vorgänge im Großhirn führt oder führen kann?

Wir wollen bei der Beantwortung dieser Frage von den einfacheren Verhältnissen ausgehen, die uns die Physiologie unserer Sinnesorgane bietet. Wenn irgendein Sinnesorgan erregt wird, so pflanzt sich ein Erregungsvorgang in dem betreffenden sensiblen Nerven bis in das zentrale Nervensystem fort und erreicht, auf ein oder mehrere neue Neuronen übergreifend, meist einen bestimmten Bezirk der Großhirnrinde, den wir als das Rindenfeld des betreffenden Sinnesorganes bezeichnen. Aus klinischen Erfahrungen wissen wir, daß eine Empfindung nur dann auftritt, wenn sich der Stoffwechsel innerhalb eines sensorischen Rindenfeldes in ein oder der anderen Richtung verändert, also z. B. eine Licht- oder Farbenempfindung nur bei einer Regung im Rindenfelde des Nervus opticus, in der sog. Sehsphäre. Wir begegnen also auch hier wieder dem Satze vom psychophysischen Parallelismus, der für diesen speziellen Fall elementarer psychischer Vorgänge von allen Physiologen anerkannt wird. Unsere ganze Sinnesphysiologie würde auf eine Physik und Chemie der Sinnesorgane reduziert werden, wenn Zweifel an einem solchen Parallelismus auftauchten, denn sie beruht ja zum größten Teile nicht auf einem Material objektiv feststellbarer Tatsachen, sondern auf dem Studium unserer Sinneseindrücke. Die Analyse der Empfindungen, ihre Abhängigkeit von äußeren Reizen, anderen Empfindungen, Stimmungen der Sinnesorgane u. dgl. m. sind für den Physiologen eben deshalb von Interesse, weil er annimmt, daß jeder Gleichheit Ähnlichkeit oder Verschiedenheit, jeder Änderung und jeder Abhängigkeit der Empfindungen, eine Gleichheit, Ähnlichkeit oder Verschiedenheit, eine Änderung und eine Abhängigkeit ihrer physiologischen Korrelate entspricht. Von diesem Gesichtspunkte aus hat auch EWALD HERING¹⁾ als erster auf die Bedeutung hingewiesen, welche das Studium unserer Empfindungen für die Erkenntnis der allgemeinen chemischen Vorgänge innerhalb der Sinnesorgane (im weitesten Sinne des Wortes) gewinnt. Er betonte dies mit folgenden Worten: „Wir haben unsere Sinnesempfindungen so ausgiebig benutzt, um unsere Außenwelt zu erkennen und sie uns dienstbar zu machen. benutzen wir sie nun auch, um das stoffliche Geschehen unseres eigenen Körpers zu erforschen, indem wir mit ihrer Hilfe zuvörderst

¹⁾ EWALD HERING, Zur Lehre vom Lichtsinn. S. 80.

das untersuchen, was wir nicht, wie die Außendinge, nur mittelbar, sondern unmittelbar empfinden, nämlich den Stoffwechsel unseres Nervensystems.“ In der Tat haben wir durch die auf einem weiten Gebiete der Sinnesphysiologie gesammelten Beobachtungen HERING's und durch die geniale Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz, die dieser Forscher auf ihrer Grundlage aufbaute, einen tiefen Einblick in ein uns sonst noch unzugängliches Gebiet physiologischer Vorgänge gewonnen.

Das Studium der einfachsten Bewußtseinsvorgänge, der Empfindungen wird also heute anerkannt als eine wichtige Methode für die Erkenntnis der physiologischen Vorgänge innerhalb unserer Sinnesorgane und der mit ihnen direkt verbundenen Anteile des zentralen Nervensystems. In ganz analoger Weise müssen wir m. E. die Erforschung der höheren psychischen Funktionen prinzipiell anerkennen als eine Methode zur physiologischen Erschließung jener Großhirnpartien, deren Regung das physiologische Korrelat jener psychischen Vorgänge darstellt.

Wenn auch die PAWLOW'sche Methode der bedingten Reflexe gerade deshalb einen mächtigen Fortschritt auf dem Gebiete der Großhirnphysiologie bedeutet, weil sie ihre Ziele frei von jeder psychologischen Annahme verfolgt, so dürfen wir andererseits doch nie vergessen, daß die Psychologie nach wie vor als eine wichtige Hilfswissenschaft der Großhirnphysiologie angesehen werden muß.

Eine andere Frage ist es, ob die Psychologie schon bei dem Stande, den sie bisher erreicht hat, und bei den Gesichtspunkten, unter denen sie heute betrieben wird, die Physiologie des zentralen Nervensystems praktisch zu fördern vermag? PAWLOW¹⁾ hat diese Frage in einer Rede über die Erforschung der höheren Nerventätigkeit verneint. In der Tat ist ein sehr großer Teil des von der psychologischen Forschung bisher angesammelten Materials für unsere speziellen Zwecke vorläufig noch wertlos. Wohl aber finden wir in der psychologischen Literatur einzelne Arbeiten, die auch das Interesse der Physiologie in vollem Maße verdienen. Es drängt mich an dieser Stelle auf das Lebenswerk eines Forschers hinzuweisen, dessen System der Psychologie für die Physiologie möglicherweise hohen Wert gewinnen wird, und dessen Gedanken noch viel zu wenig von der biologischen Wissenschaft beachtet zu werden scheinen, nämlich auf die erkenntnistheoretischen Untersuchungen des Züricher Philosophen RICHARD AVENARIUS.²⁾

¹⁾ J. PAWLOW, Die Erforschung der höheren Nerventätigkeit. Groningen 1913.

²⁾ Vgl. R. AVENARIUS, Der menschliche Weltbegriff. III. Aufl., Leipzig 1912 und Kritik der reinen Erfahrung. 2 Bde., Leipzig 1890. Eine ausgezeichnete, die

Es ist hier nicht der Ort, auf die allgemeine Bedeutung dieser Untersuchungen einzugehen, es sei nur erwähnt, daß AVENARIUS auf Grund einer meisterhaften Analyse und Kritik der menschlichen Erfahrung alte überlieferte Scheinprobleme und metaphysische Spekulationen aus unserer Weltanschauung zu eliminieren suchte. Auf diesem Wege gelangte er zu einer naiv-realistischen Auffassung der Welt, die im wesentlichen mit dem auf anderen Wegen von ERNST MACH erreichten Standpunkte übereinstimmt.¹⁾

Wenn es auch völlig ausgeschlossen erscheint, in wenigen Minuten einen Einblick in die Gedankengänge von AVENARIUS zu gewähren, so sei in unserem Zusammenhange hier doch eine wichtige psychologische Entdeckung dieses Forschers flüchtig skizziert:

AVENARIUS fand nämlich, daß jedes psychische Geschehen, unser Denken und unsere bewußten Handlungen sich stets in einzelne prinzipiell gleichartige Teilvorgänge zerlegen lassen, die wir als psychische Reihen bezeichnen wollen. Jede solche Reihe läßt sich in drei Abschnitte gliedern. Sie beginnt zunächst damit, daß sich etwas an unserer Umgebung in unerwarteter, unverständlicher, störender Weise ändert, daß wir etwas vermissen, daß wir etwas hören oder lesen, was uns neu, interessant, widerspruchsvoll oder dgl. erscheint, kurz das erste Glied der psychischen Reihe ist charakterisiert als etwas vom Gewohnten Abweichendes, und es erweckt stets ein Gefühl der Ungewißheit oder der Unruhe.

Nun beginnt das Mittelglied: Wir suchen das Unerwartete, Unverständliche zu verstehen, das Störende zu beseitigen, wir beginnen das Vermißte zu suchen, das Neue, Interessante an Altbekanntes anzugliedern, den Widerspruch zu lösen. — Charakteristisch für diesen zweiten Teil der Reihe ist also, daß wir das Gewohnte wieder herzustellen suchen.

Diese erstrebte Lösung bildet den Endabschnitt der Reihe. Er weckt im Gegensatze zum mittleren das Gefühl der Befriedigung und besteht im wesentlichen in der Herstellung des Ausgangszustandes oder eines ihm ähnlichen Zustandes, sei es durch Beseitigung des Störenden oder durch Angliederung des Anfangs Befremdenden an Gewohntes und Bekanntes.

Wenn wir unser eigenes Denken und Handeln von diesem Gesichtspunkte aus analysieren, so fügt es sich meist zwanglos diesem Schema. Wir finden psychische Reihen, die ununterbrochen ablaufen, Reihen, die nebeneinander herlaufen, sich gegenseitig unterbrechen,

Schwierigkeiten der Originalwerke vermeidende, kürzere Darstellung der AVENARIUSschen Anschauungen finden sich bei J. PETZOLDT, Einführung in die Philosophie der reinen Erfahrung. Leipzig 1900, speziell Bd. I.

¹⁾ Vgl. speziell E. MACH, Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. II. Aufl. 1900, S. 35 ff.

wir finden ganze, weitverzweigte „Reihensysteme“, aber im elementarsten wie im höchst entwickelten geistigen Geschehen kehrt der eben skizzierte Typus immer wieder. Sei es, daß ein Kind auf einen Schmerz hin sich einen Dorn aus dem Finger zieht, sei es, daß der Forscher in jahrelanger Arbeit ein ihn fesselndes Problem löst, sei es, daß ein jahrhunderte geknechtetes Volk das Joch abschüttelt, als Skelett finden wir in allem menschlichen Denken und Handeln immer wieder die drei Glieder der AVENARIUS'schen Reihe.

Es liegt nahe, dieses analytische Resultat in Beziehung zu setzen zu der von HERING entwickelten Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. Hier wie dort gehen wir von einem Gleichgewichtszustande aus; dieser wird durch irgendeinen Reiz gestört und wir sehen in beiden Fällen die Tendenz, diese Störung aufzuheben, bis schließlich die Rückkehr zum alten oder zu einem neuen Gleichgewichtszustande erfolgt. Diese äußerliche Analogie scheint schon dafür zu sprechen, daß es AVENARIUS durch die Aufstellung des Gesetzes der psychischen Reihen — so wie er es beabsichtigte — gelungen ist, den psychischen Tatbestand in jene Einzelteile zu zerlegen, die wir als psychische Korrelate elementarer physiologischer Erregungsvorgänge ansehen dürfen. Noch deutlicher aber spricht hierfür ein Vergleich der AVENARIUS'schen Reihen mit den Leistungen primitiver Teile des Zentralnervensystems. Es sei hier nur ein Beispiel gebracht: Wenn wir einem geköpften Frosche, dessen Zentralnervensystem sich also auf das Rückenmark beschränkt, ein mit Säure getränktes Stückchen Fließpapier auf die Haut legen, so führt er so lange (je nach der Lage des Fließpapiers verschiedene) Wischbewegungen aus, bis er den ätzenden Fremdkörper von der Haut entfernt hat. Analysieren wir diesen Rückenmarksreflex, so zeigt auch er eine weitgehende Analogie zu der AVENARIUS'schen Reihe, nur daß wir es beim Frosch nicht mit psychischen Gliedern zu tun haben, sondern mit physiologischen Vorgängen im Rückenmark.

Es läßt sich eine große Zahl von Rückenmarksreflexen anführen, die sich diesem Schema gleichfalls vollkommen fügen, und AVENARIUS sieht darin eine Bestätigung seiner Annahme, daß die Psychologie in seiner Darstellung zu einer biologischen Wissenschaft wird, weil jeder psychischen Reihe ein elementarer physiologischer Erregungsvorgang entspricht.

Wenn diese Annahme richtig ist, und sie scheint mir in der Tat sehr verlockend, dann bilden die von AVENARIUS studierten Gesetze der psychischen Reihen ein wichtiges, bisher so gut wie gar nicht berücksichtigtes Material für die physiologische Erforschung des Großhirns. Speziell will es mir scheinen, als ob ein systematisches Studium der Störung dieser Gesetzmäßigkeiten bei Geisteskranken im

Verein mit den pathologisch-anatomischen Befunden dereinst zu physiologisch wichtigen Ergebnissen führen könnte.

M. H. Jahrtausendelang hat die Wissenschaft versucht, in die Geheimnisse der Großhirntätigkeit einzudringen, aber selbst die großartigen Fortschritte der Biologie, die das letzte Jahrhundert zeitigte, haben ihren Schleier nur wenig zu lüften vermocht. Ein volles Verständnis der physiologischen Korrelate unserer Gefühle und Gedanken liegt sicher noch weit in der Zukunft. Mögen aber die aphoristischen Ausführungen dieser Vorlesung Ihnen gezeigt haben, daß wir heute hoffen dürfen, richtige, wenn auch beschwerliche Wege gefunden zu haben, auf denen wir uns der Lösung dieser großen Probleme nähern können.
